

Untersuchungen über die Plagiotropie der Coleus-Seiten-Sprosse

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von

Friedrich Hennings

aus Hildesheim

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH
1930

Untersuchungen über die Plagiotropie der Coleus-Seiten-Sprosse

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von

Friedrich Hennings

aus Hildesheim

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH
1930

Referent: Professor Dr. H. v. GUTTENBERG

ISBN 978-3-662-40739-4

ISBN 978-3-662-41221-3 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-662-41221-3

Sonderabdruck aus
„Planta“, Archiv für wissenschaftliche Botanik
Band 12, Heft 2

In den letzten 50 Jahren sind die Ansichten über die Ursachen des plagiotropen Wuchses von Seitensprossen vielfachem Wechsel unterworfen gewesen. Erst in neuerer Zeit erkannte man die plagiotrope Ruhelage als eine Gleichgewichtslage. „In dieser Gleichgewichtslage halten sich“ — wie ZIMMERMANN (1927, S. 178) ausführt, — „zwei antagonistische Krümmungstendenzen die Wage, nämlich: eine aufwärts gerichtete ‚geonegative‘ und eine abwärts gerichtete ‚geopositive‘ Krümmungstendenz. *Umstritten* bzw. ungeklärt sind dagegen noch: die qualitative Frage nach dem ‚Wesen‘, insbesondere der ‚geopositiven‘ Krümmungstendenz, oder genauer gesagt, nach dem qualitativen Ablauf der Reizreaktionskette, sowie die quantitative Frage, aus welchem Grunde die beiden Krümmungstendenzen gerade in der normalen Gleichgewichtslage gleich groß sind.“

Die erste Frage hatte bisher verschiedene Auslegungen gefunden. Zum Teil glaubte man diese „Epinastie“ als eine autogene Eigenschaft der Pflanze erklären zu können, oder man sah in ihr eine autotrope Ausgleicherscheinung. Die Ansichten früherer Forscher sind zusammenfassend bei KNIEP (1910) ausführlich dargestellt. Ihm verdanken wir auch die ersten Angaben, wie die Epinastie, frei von tropistischen Krümmungen, am Klinostaten dargestellt werden kann, nachdem schon FITTING (1905) die Wege hierzu gewiesen hatte. Ebenso finden wir in der erwähnten Arbeit KNIEPS die früheren Ansichten über die zweite — quantitative — Frage angeführt. Wenn er selbst im Schlußwort seiner Arbeit hierzu keine definitive Stellung nahm, so geschah dies wohl aus der Erkenntnis heraus, daß die damals vorliegenden Ergebnisse einen derartig weitgehenden Schluß noch nicht zuließen.

Eine weitere Klärung fand das Epinastieproblem durch LUNDEGÅRDHS Arbeiten (1917 und 1918), in denen er den Nachweis zu führen

sucht, daß die „Epinastie“ als Nachwirkung eines — bei oberirdischen Organen — positiven Geotropismus aufzufassen sei. Zwar fanden seine Ergebnisse zunächst eine Kritik durch RAWITSCHER (1923), dessen Befunde jedoch an einem anderen Objekt — *Tradescantia viridis* — gewonnen waren, das sich physiologisch von *Coleus* — dem LUNDEGÄRDHschen Objekte — in der Konstanz der Dorsiventralität unterscheidet. Während LUNDEGÄRDH die Epinastie bei *Coleus* in etwa 12 Tagen abklingen sah, blieb sie bei RAWITSCHERS Objekt erhalten. Die plagiotrope Gleichgewichtslage erklärt sich RAWITSCHER aus dem Antagonismus von negativem Geotropismus und Epinastie. Für ihn ist also die Epinastie in der Pflanze dauernd wirksam.

Wenn nun LUNDEGÄRDH positiven und negativen Geotropismus in der Pflanze gleichzeitig findet, so ist hieraus *allein* die plagiotrope Gleichgewichtslage nicht erklärlich, denn es müßte dann zur Kompensation der Tropismen in jeder beliebigen Lage kommen, sofern beide dem Sinusgesetz folgen. Er fand aber zunächst an Nebenwurzeln die Befunde von M. RISS (1913) bestätigt, wonach die in der Organlängsachse wirkende Schwerkraftkomponente die geotropische Reaktion tonisch zu beeinflussen vermag, und fand damit den dritten Faktor, welcher die Einstellung in die plagiotrope Gleichgewichtslage bedingt.

ZIMMERMANN unterzog diese Frage 1924, 1925 und 1927 einer Untersuchung an Wurzeln und Ausläufern. Er kam zu dem Ergebnis, daß „die verschiedenartige geotonische Beeinflussung der Geotropismen (polare Modifikation des Sinusgesetzes beim positiven Geotropismus) die einzige stabile Gleichgewichtslage des plagiotropen Ausläufers bedingt“.

Für die Haupt- und Nebenwurzeln konnte G. v. UBISCH 1925 und 1927 die Ergebnisse LUNDEGÄRDHS am gleichen Objekt bestätigen; auch sie stellt eine tonische Wirkung der Längskraft fest.

In seiner zweiten Plagiotropiearbeit (1925) unterzieht RAWITSCHER seine, LUNDEGÄRDHS und ZIMMERMANNs Befunde einer vergleichenden Betrachtung. Er findet, daß sie sich durchaus in Einklang bringen lassen, wenn man, der schon von PFEFFER ausgesprochenen Ansicht folgend, die Epinastie als Folge einer geotropisch induzierten Dorsiventralität auffaßt; dann kann man den positiven Geotropismus LUNDEGÄRDHS (bei oberirdischen Organen) mit Epinastie gleichsetzen. Das Primäre soll die durch die Schwerkraft induzierte Dorsiventralität, erst das Sekundäre die Epinastie sein. Auch ZIMMERMANN weist 1924 darauf hin, daß die Schwierigkeiten des Plagiotropismusproblems vor allem auf terminologischem Gebiet liegen, und daß sie sich bei erweiterter Begriffsfassung der Nastien und Tropismen vermindern lassen.

Für den Phototropismus hat nun PISEK 1926 an *Hafer*-Koleoptilen einen echten Autotropismus nachweisen können. Hierzu bemerkt GRADMANN 1927: „Diese erneute Feststellung, daß es eine autotropische

Ruhelage gibt, auch wenn sie nicht immer erreicht wird, ist insofern bemerkenswert, als in den letzten Jahren mehrfach die Meinung geäußert wurde, die Gegenreaktion sei nicht von der Krümmung an sich, sondern nur von dem zur Krümmung führenden Reiz, beispielsweise von der einseitigen Beleuchtung, direkt abhängig. In diesem Falle wäre es schwer zu erklären, daß das Organ immer gerade die Ruhelage, die Geradstreckung, erreicht.“

Sicherlich läßt sich dies Ergebnis nicht einfach auf geotropische Reaktionen übertragen, aber es scheint somit, daß die früher vielfach vertretene Ansicht, wonach die Epinastie z. T. als Autotropismus aufzufassen sei, durchaus nicht völlig von der Hand zu weisen ist. Denn gerade solche Versuchsobjekte, bei denen eine Neuinduktion der Tropismen in verschiedenen Stellungen zum Zwecke des Nachweises der Nachwirkung des positiven Geotropismus vorgenommen wird, zeigen am Klinostaten eine Krümmungsbewegung, die durchaus im Sinne eines autotropischen Ausgleichs verläuft. Auch LUNDEGÅRDH spricht einen Teil dieser Krümmungen bei *Coleus*-Seitensprossen als Autotropismus an. Es erschien also angebracht, diese Verhältnisse etwas mehr zu klären. Gleichzeitig war zu erwarten, daß die von MÖLLER 1928 bei *Coleus*-Blättern angewendete Lichtkompensation der Epinastie, wobei sich zeigte, daß die am Klinostaten auftretende Epinastie durch Lichteinwirkung von gewisser Dauer — nicht aber bestimmter Menge — aufgehoben werden kann, auf *Coleus*-Seitensprosse übertragen, weiter zur Klärung dieser Frage beitragen könne.

Es sei mir an dieser Stelle erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. v. GUTTENBERG, für die bereitwilligst zur Verfügung gestellten Mittel und Spezialliteratur, sowie sein Interesse und die zahlreichen Hinweise meinen herzlichsten Dank abzustatten.

Methodisches.

Zu den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurde *Coleus hybridus* verwendet, und zwar eine Rasse, deren Blätter in der Mitte helles Rot aufwiesen, das von einem breiten grünen Rand gesäumt wird. Diese Rasse zeichnet sich gegenüber verschiedenen anderen durch schnelles Wachstum, gute Reaktionsfähigkeit und Übersichtlichkeit insofern aus, als die Blätter nicht zu dicht gedrängt stehen. Die Sprosse sind somit überall deutlich zu sehen, was sich bei der später zu besprechenden Schattenprojektionsmethode als sehr vorteilhaft erweist. Die Vermehrung erfolgte durch Stecklinge, die Sproßspitzen wurden dicht unterhalb des drittjüngsten Blattpaares abgeschnitten, bis zur Bewurzelung in feuchtem Sand gehalten, sodann in Töpfen groß gezogen.

Sobald der junge Steckling etwa sechs Blattpaare ausgebildet hatte, wurde der Hauptsproß unterhalb des drittjüngsten Internodiums de-

kapitiert, worauf die blattachselständigen Knospen stark austrieben. An diesen als Seitensprosse bezeichneten Trieben wurden nachstehende Untersuchungen vorgenommen. Bei der Dekapitation ist darauf zu achten, daß der Schnitt nicht zu dicht über einem Blattpaar ausgeführt wird, weil sonst die oberen austreibenden Seitensprosse mehr oder weniger senkrecht in die Höhe wachsen. Gebraucht man dagegen die angegebene Vorsicht, so wächst auch das obere Sproßpaar in gleichmäßigen Winkeln. Der von den Seitensprossen eingeschlossene Winkel betrug bei der verwendeten *Coleus*-Rasse etwa 55—70°; häufig ist er an älteren Sprossen kleiner.

Meist war bis zur Versuchsreife der Pflanzen ein zweimaliges Umpflanzen nötig, weil sich die Dunkelstarre, welche an Pflanzen, die längere Zeit hindurch verdunkelt gehalten werden, auftritt, vermindern läßt, wenn man die Töpfe genügend groß wählt. Bei solchermaßen gezogenen Pflanzen trat eine Dunkelstarre frühestens am 6. Versuchstage ein, oft waren sie noch nach 12 Tagen vollkommen reaktionsfähig. Zur Kontrolle der Reaktionsfähigkeit wurden die Pflanzen nach Ablauf eines Versuches in Horizontallage gebracht, worauf am folgenden Tage eingetretene Krümmungen die Reaktionsfähigkeit anzeigten. Für solche Versuche, bei denen die Pflanzen ganz oder teilweise invers gestellt oder klinostatiert werden sollten, wurde die Erde der Blumentöpfe mit einer dünnen Gipschicht überzogen, wodurch die Erde sicher im Topfe gehalten wurde. Eine nachteilige Wirkung auf das Wachstum oder die Reaktionsfähigkeit wurde nie beobachtet. Auch nach Beendigung der Versuche hielten sich derart vorbehandelte Pflanzen monatelang genau so gut wie solche ohne Gipschicht.

Zu den Untersuchungen am Klinostaten, wurde, soweit es sich um dauernde Rotation handelte, meist ein PFEFFERScher Klinostat mit Zubehörteilen benutzt, in wenigen Fällen auch ein regelbarer Elektromotor mit Vorgelege, welches die Geschwindigkeit herabtransformierte. Für intermittierende Reizung fand zunächst das von FITTING angegebene Ansatzstück zum PFEFFERSchen Klinostaten Verwendung. Da jedoch das Arbeiten mit *Coleus*-Seitensprossen, wie oben angeführt, größere Töpfe notwendig macht, kommt bei diesem Apparat durch Hebelwirkung ein mit dem Zug an der Schnurtrommel gleichsinnig wirkender Reibungsdruck zustande, der das einwandfreie Arbeiten des Apparates beeinträchtigt. In den ersten Versuchen dieser Art wurde deswegen ein Rollenstück mit Gewicht an die Achsstange gehängt, welches den Druck des Topfes kompensierte; dann zeigte es sich wiederum, daß die Drehbewegung infolge der großen bewegten Topfmasse bei dem Umlauf aus einer Stellung in die nächste durch die Federnocken oft nicht aufgehalten wurde, sondern diese übersprang.

Es wurde deshalb mit Rücksicht auf die geringen dem Institut zur Verfügung stehenden Mittel ein intermittierender Klinostat konstruiert,

der bei aller Einfachheit diese Nachteile nicht aufweist und außerdem mehr als zwei Lagen miteinander zu kombinieren gestattet.

Er soll hier nur in Kürze beschrieben werden, da ja schon mehrfach gute Apparate für intermittierende Reizung angegeben worden sind.

Der Apparat besteht aus der zwischen den beiden Lagern a_1 und a_2 (in Abb. 1 unsichtbar) befindlichen Schnurtrommel, dem hieran befestigten Stellungsrade b mit den Arretierungsstiften c , die von dem Arretierungshebel d gehalten bzw. freigelassen werden, dem Elektromagneten e und dem Bremswerk f , das durch Zahnrad g mit der Stellungscheibe gekuppelt ist.

Die Auslösung der Bewegung geschieht durch eine Kontaktuhr mit Relais, während die Drehung selbst durch Schnur und Gewicht bewirkt

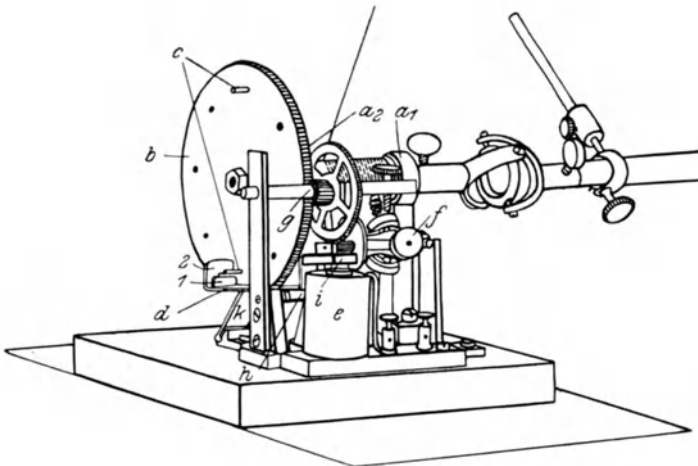


Abb. 1. Intermittierender Klinostat. Erklärung im Text.

wird. Es ist somit ein Lagenwechsel nur in einer Drehungsrichtung möglich. Die Stellungscheibe trägt peripher angeordnete Bohrungen mit Gewinde zur Aufnahme der Arretierungsstifte. Der Arretierungshebel d ist um die Achse h drehbar befestigt, ein kürzerer Hebelarm trägt den Anker i , der von dem Elektromagneten e angezogen werden kann. Am längeren Hebelarm, der durch sein größeres Gewicht auf das Widerlager k fällt (Ruhelage), befinden sich zwei Anschlagstücke 1 und 2, gegen welche sich die Arretierungsstifte bei der Drehung bewegen, so zwar, daß in der Arbeitslage der Arretierungsstift gegen 1 kommt, in der Ruhelage gegen 2. Durch diese Einrichtung wird erreicht, daß stets die nächstfolgende Lage arretiert wird, auch wenn der Stromschluß der Kontaktuhr länger dauert als die Drehbewegung von einer Lage in die nächste. Da es sich nicht als vorteilhaft erwies, den zur Betätigung des Elektromagneten benötigten Starkstrom mit der Kontaktuhr abzuschalten, wurde hierfür ein Relais

vorgesehen, zu dessen Betrieb nur 2 Volt Spannung erforderlich sind, die bequem einem Akkumulator entnommen werden können.

Abb. 2 erläutert den Schaltvorgang: Wenn die Kontaktuhr den Akkumulatorstromkreis schließt, so wird das Relais erregt und hierdurch der Klinostatstromkreis geschlossen. Dadurch wird der Elektromagnet e erregt, dieser zieht den Arretierungshebel an, der den Arretierungsstift freiläßt, worauf sich der Klinostat in der Pfeilrichtung bewegt, bis der nächste Arretierungsstift an den ersten Anschlag des Arretierungshebels kommt und dadurch die Drehbewegung hemmt. Sobald der Stromschluß der Kontaktuhr aufhört, bewegt sich der Relaisanker durch Federkraft zurück, der Klinostatstromkreis wird unterbrochen, der Arretierungshebel geht durch Übergewicht in die Ruhelage zurück, der Arretierungsstift bewegt sich bis zum zweiten endgültigen Anschlag 2. Die

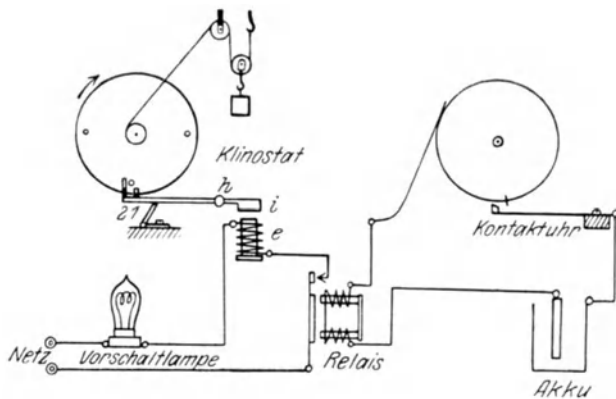


Abb. 2. Schaltungsskizze für den intermittierenden Klinostaten. Erklärung im Text.

Drehgeschwindigkeit läßt sich an dem Bremswerk — einem in Grammophonwerken gebräuchlichen Zentrifugalregulator — derart regeln, daß der Klinostat eine ganze Umdrehung in 2—20 Sekunden macht; sie wurde bei den vorliegenden Untersuchungen auf etwa 10 Sekunden eingestellt.

Das Gewicht, welches die Drehbewegung bewirkt, wurde aus Gründen gesteigerter Kraftreserve bei Flaschenzugrollenführung 2 kg schwer gewählt.

Wegen seiner einfachen und kräftigen Konstruktion arbeitete der Apparat sehr exakt, hierzu kommt noch der Vorteil, daß die Reizzeiten infolge der Auslösung mittels Kontaktuhr genau und stets gleichbleibend sind; ein Zeitverlust, wie er bei langsamer Drehung aus einer Lage in die andere stattfindet, tritt nicht in nennenswertem Maße auf.

Methoden der Registrierung.

Die Bezeichnung der Winkel wurde nach dem seit KNIEP 1910 üblich gewordenen Gebrauch vorgenommen, also Zählung der Winkel in den

beiden oberen Quadranten mit +-Vorzeichen, in den beiden unteren mit —-Vorzeichen, wobei die Horizontale die Lagen $\pm 0^\circ$ und $\pm 180^\circ$ verbindet. Der Seitensproß befindet sich in der 0° -Lage, wenn er, Oberseite nach oben, horizontal liegt und in der Lage 180° , wenn die Oberseite in Horizontallage unten liegt. Die Seitensprosse einer aufrecht stehenden *Coleus*-Pflanze befinden sich somit, wenn der Winkel, den sie einschließen, 60° beträgt, beide in der Lage $+ 60^\circ$; denkt man sich die Pflanze nun um 90° im Uhrzeigersinn umgelegt, wobei sich die Seitensprosse in vertikaler Ebene befinden, so nehmen sie die Lagen $- 30^\circ$ und $+ 150^\circ$ ein. Krümmt sich ein Sproß aus einer —-Lage über die Horizontale auf, so wird nicht der Winkel mit —-Vorzeichen weitergezählt, sondern die entsprechende +-Lage angegeben. Da einwandfreies Messen der Winkel, selbst mit sehr großem Winkelmesser, recht schwierig ist, wurde für vorliegende Untersuchungen ein 360° umfassender Gradmesser benutzt, an dem ein starker Draht so angebracht war, daß er die Bezeichnung $+ 90$ und -90 miteinander verband und über $+ 90$ noch etwa 20 cm herausragte. Im Mittelpunkt des vom Winkelmesser gebildeten Kreisringes war ein Lotfaden mit kleinem Gewicht befestigt. Bringt man den Winkelmesser in eine Neigungslage, so zeigt der Lotfaden auf der Skala den genauen Winkel an, den der angebrachte Draht mit der Horizontalen bildet. Es wird also nur der Draht an den zu messenden Sproß gelegt, und auf der Skala der Winkel abgelesen, wobei die Winkelbezeichnung gleich nach der KNEIPSchen Methode angebracht werden kann. Hiermit lassen sich Differenzen von 1° — eine gewisse Übung im Gebrauch vorausgesetzt — noch sicher ablesen.

Schattenprojektionsmethode.

Zur genauen Darstellung der Bewegungsvorgänge, welche die Versuchspflanzen nach Einstellung in Reizlagen oder Klinostatierung ausführten, diente eine in ähnlicher Weise schon von VAN DER WOLK 1913 angegebene Methode — kurz Schattenprojektionsmethode genannt —, bei welcher durch Nachzeichnen der von einer entfernten, möglichst punktförmigen Lichtquelle entworfenen Schattenbilder die einzelnen Bewegungsphasen auf einem gemeinsamen Papierblatt festgehalten werden. Da je nach dem Versuch die Reaktionen oft schneller oder langsamer verlaufen, ist bei dieser Methode öfteres Kontrollieren notwendig, registriert wurde aber immer nur dann, wenn sich wesentliche Änderungen gegenüber dem vorhergehenden Stand bemerkbar machten. Da sich öfters ein Umkehren der Bewegungsrichtung zeigt, also z. B. ein Sproß, der sich zunächst dorsalkonvex gekrümmt hat, wieder mehr zur Ausgangslage zurückgeht, so wurden zur Vermeidung von Irrtümern für die Nachzeichnung der einzelnen Phasen verschiedenfarbige Zeichenstifte verwendet und die Zeitpunkte der Registrierung in der gleichen Farbe

notiert. Sollen zwei Sproßpaare, die ja bei *Coleus* bekanntlich dekussiert stehen, registriert werden, so sind dazu zwei Lichtquellen und entsprechend zwei Papierblätter nötig. Wenn sich senkrechte Stellung einer Projektionsebene nötig machte, wurde das Papierblatt auf einem kastenartigen stabilen Holzrahmen befestigt aufgestellt.

Der Vorteil dieser Methode liegt darin, daß die Sproßwinkel in ungefähr natürlicher Größe abgebildet werden, wodurch die Winkelmessung sehr vereinfacht wird, daß sich durch Blätter verdeckte Sproßteile nach vorsichtigem Zurückbiegen der ersteren sichtbar machen lassen, ohne daß die Blätter gänzlich entfernt zu werden brauchen und dadurch eventuell traumastische Erscheinungen hervorgerufen werden, sodann, daß eine teure Apparatur vermieden ist. Dem gegenüber sollen die Vorteile automatischer Registriermethoden nicht verkannt werden.

Soweit die Versuche im Tageslicht ausgeführt werden konnten, wurden sie in dem Kalthause des Instituts angestellt; die Temperatur schwankte hier zwischen 19 und 23° C, die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 80 und 90%. Die Dunkelversuche wurden im Dunkelzimmer des Instituts ausgeführt, hier schwankte die Temperatur zwischen 18 und 22° C, während die relative Luftfeuchtigkeit selten höhere Werte als 80% erreichte. Durch Aufhängen von feuchten Tüchern in der Nähe der Versuchspflanzen, auch durch zeitweiliges Zerstäuben von Wasser wurde die Luftfeuchtigkeit möglichst konstant gehalten.

Da das Eingipsen der Topferde mit dem Nachteil verbunden ist, daß Gießwasser nur langsam aufgenommen wird, andererseits aber ein reichliches Gießen während der Versuche unerlässlich ist, da durch eventuelles Welkwerden die Sprosse in andere Reizlagen kommen können, wurden die für die Klinostatatenversuche bestimmten Töpfe vor dem Eingipsen mit einem rechtwinklig gebogenen, ziemlich weiten Glasrohr versehen, das so angebracht wurde, daß es zu gewissen Zeiten des Versuches senkrecht nach oben zeigte. Hierdurch lassen sich die Töpfe bequem begießen.

Qualitative Untersuchungen.

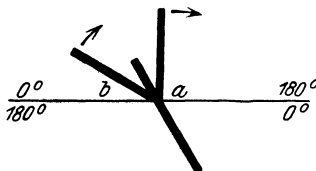


Abb. 3. Lagenschema zum Versuch Nr. 2, Anfangsstellung. Die Pfeile deuten die Krümmungsrichtung an.

Zunächst wurden in der Absicht, aus dem Verlauf der resultierenden Bewegungen Einblicke in die Reaktionen zu gewinnen, einige orientierende Versuche angestellt, bei denen die Pflanzen unter verschiedenen Neigungswinkeln aufgestellt wurden.

Nr. 2. *Coleus* ist so aufgestellt, daß ein Seitensproß senkrecht steht; dieser Sproß ist mit „a“, der andere mit „b“ bezeichnet. Die Pflanze befand sich unter Dunkelsturz im Kalthause (Abb. 3).

| | 11. VI. | | | 12. VI. | | 13. VI. | |
|-----------------------|---------|--------|--------|---------|--------|---------|--------|
| | 12 Uhr | 17 Uhr | 19 Uhr | 11 Uhr | 17 Uhr | 11 Uhr | 19 Uhr |
| a | +90 | +70 | +65 | +65 | +60 | +50 | +55 |
| b | +25 | +25 | +30 | +35 | +40 | +45 | +55 |
| Gabelwinkel | 65° | 85° | 85° | 80° | 80° | 85° | 70° |

Nr. 3. Die Versuchsanordnung wurde genau so gewählt, wie im vorigen Versuch, nur wurde die Pflanze in diffussem Tageslicht aufgestellt.

| | 12. VI. | 13. VI. | | 14. VI. |
|-----------------------|---------|---------|--------|---------|
| | 17 Uhr | 11 Uhr | 19 Uhr | 12 Uhr |
| a | +90 | +70 | +58 | +60 |
| b | +25 | +40 | +45 | +68 |
| Gabelwinkel | 65° | 70° | 77° | 66° |

Nr. 7. Pflanze horizontal gelegt, Ebene der Seitensprosse senkrecht (Vertikalstellung), in diffussem Tageslicht im Kalthaus. Auch bei diesem Versuch ist mit „a“ der Sproß bezeichnet, der sich im epinastischen Sinne krümmt (Abb. 4).

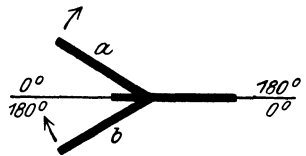


Abb. 4. Lagenschema zu Versuch Nr. 7.

| | 13. VI. | | 14. VI. | | 15. VI. | 16. VI. |
|-----------------------|---------|--------|---------|--------|---------|---------|
| | 13 Uhr | 14 Uhr | 12 Uhr | 17 Uhr | 11 Uhr | 11 Uhr |
| a | +152 | +150 | +80 | +75 | +70 | +75 |
| b | -28 | -25 | +35 | +55 | +55 | +50 |
| Gabelwinkel | 56° | 55° | 65° | 50° | 55° | 55° |

Nr. 9. Coleus ist unter Dunkelsturz im Kalthause so gelegt, daß ein Sproß (a) wagerecht zu liegen, der andere (b) in -60°-Lage kommt (Abb. 5).

| | 18. VI. 18 Uhr | 19. VI. 16 Uhr | 20. VI. 11 Uhr | 21. VI. 11 Uhr | 22. VI. 11 Uhr | 23. VI. 13 Uhr |
|-----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| a | ±180 | +150 | +105 | +60 | +72 | +75 |
| b | -60 | -50 | -45 | +35 | +55 | +45 |
| Gabelwinkel | 60° | 80° | 100° | 85° | 53° | 60° |

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß der Winkel, den zwei Seitensprosse miteinander bilden, im Verlaufe der Aufkrümmung aus Neigungslagen zu gleichen Zeiten nicht gleich groß bleibt, daß vielmehr durch das Voreilen eines Sprosses zunächst eine Vergrößerung erfolgt. Stets zeigte sich das Gemeinsame, daß bei dem Sproß, der sich im epinastischen Sinne krümmt,

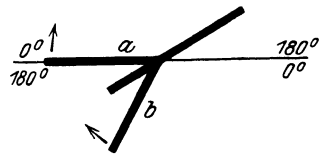


Abb. 5. Lagenschema zu Versuch Nr. 9.

eine bedeutend schnellere Bewegung im gleichen Zeitintervall stattfindet als bei dem anderen, der sich gegenepinastisch krümmt. Erst in den letzten Bewegungsphasen kehrt durch Zurückpendeln des ersten Sprosses der vergrößerte Sproßwinkel mehr oder weniger zu dem Ausgangswert zurück.

Auffällig ist bei diesen Versuchen, daß es anscheinend ohne nennenswerten Einfluß ist, ob sie im Dunkeln oder bei diffusem Tageslicht ange stellt werden. Es ist also offenbar der Einfluß einer eventuell vorhandenen Photonastie bei *Coleus* nur sehr gering. In der Tat zeigten auch Versuche, die zur Klärung dieser Frage beitragen sollten, daß nur eine schwache Photonastie erkennbar ist.

Nr. 1. *Coleus*-Pflanze aufrecht (in Normalstellung) unter Dunkelsturz im Kalthause.

| | 11. VI. | 12. VI. | 13. VI. | | 14. VI. |
|-----------------------|---------|---------|---------|--------|---------|
| | 12 Uhr | 12 Uhr | 11 Uhr | 19 Uhr | 12 Uhr |
| a | + 58 | + 55 | + 53 | + 55 | + 58 |
| b | + 58 | + 55 | + 52 | + 53 | + 57 |
| Gabelwinkel | 64° | 70° | 75° | 72° | 65° |

Die Winkel sind an den Sproßspitzen gemessen, da die Reaktion hauptsächlich in der Krümmungszone (hinter dem dritten Internodium des Seitensprosses von der Spitze gerechnet) eintrat.

Nr. 54. *Coleus*-Pflanze aufrecht im Dunkelzimmer, die beiden Seitensprosse schließen einen Winkel von 8° ein — gemessen an den Sproßspitzen. Es handelt sich hier um ein Exemplar mit schon recht großen Trieben, an welchen die Seitensproßenden stärker als an jüngeren Exemplaren aufgekümmert sind, also der von ihnen eingeschlossene Winkel kleiner ist.

| | 21. VIII. 1929 | 22. VIII. 1929 | 23. VIII. 1929 | 24. VIII. 1929 |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Winkel d. Seitensprosse miteinander | 8° | 10° | 12° | 10° |

Während in diesen Versuchen eine Vergrößerung des Sproßwinkels beobachtet werden konnte, fand in den folgenden eine Verkleinerung statt.

Nr. 41. *Coleus*-Pflanze befindet sich in Normallage im Dunkelzimmer.

| | 9. VII. 1929 | 10. VII. 1929 | 11. VII. 1929 |
|--------------------------------------|--------------|---------------|---------------|
| Winkel der Seitensprosse miteinander | 20° | 15° | 8° |

Nr. 42. Versuchsanstellung wie bei Nr. 41, jedoch Aufstellung der Pflanze unter Dunkelsturz im Kalthause.

| | 11. VIII. 1929 | 12. VIII. 1929 | 13. VIII. 1929 | 14. VIII. 1929 |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Winkel d. Seitensprosse miteinander | 35° | 32° | 30° | 30° |

Nr. 43. Versuchsanstellung wie bei Nr. 41.

| | 14. VIII. 1929 | 15. VIII. 1929 | 16. VIII. 1929 |
|--------------------------------------|----------------|----------------|----------------|
| Winkel der Seitensprosse miteinander | 19° | 16° | 15° |

Wodurch das differente Verhalten der Seitensprosse bei dem Einbringen der Pflanzen in Dunkelheit hervorgerufen wird, läßt sich aus den Versuchen nicht ersehen; man wird wohl daran zu denken haben, daß die wechselnde Intensität der Beleuchtung, die der Verdunkelung voranging, hierfür verantwortlich gemacht werden kann.

Aus den mitgeteilten Fällen läßt sich ersehen, daß die Verdunkelung der Pflanzen keine wesentlichen photonastischen Bewegungen auslöst, jedenfalls sind sie im Vergleich mit den zur Beobachtung kommenden geotropischen sehr klein. Um ganz sicher zu gehen, wurden aber bei den meisten Versuchen, die im Dunkeln ausgeführt wurden, die Pflanzen erst 1—2 Tage aufrecht im Dunkelzimmer gehalten; erst dann wurden die Winkel registriert und als Ausgangslagen angesehen.

Inversversuche.

Stellt man *Coleus*-Pflanzen invers, so krümmen sich die Sprosse in wenigen Tagen nach oben.

Nr. 47. *Coleus*-Pflanze invers im Kalthause in diffusem Tageslicht aufgehängt. Die Seitensprosse durchlaufen folgende Lagen (Abb. 6):

| | 25. VII. 1929 | | 26. VII. 1929 | | | 27. VII. 1929 | | 28. VII. 1929 | | 29. VII. 1929 |
|---|---------------|--------|---------------|--------|--------|---------------|--------|---------------|--------|---------------|
| | 11 Uhr | 19 Uhr | 10 Uhr | 16 Uhr | 22 Uhr | 9 Uhr | 19 Uhr | 10 Uhr | 16 Uhr | 11 Uhr |
| a | -110 | +175 | +120 | +90 | +70 | +75 | +90 | +100 | +120 | +120 |
| b | -115 | +175 | +150 | +95 | +80 | +80 | +85 | +95 | +105 | +105 |

Dieser Versuch, der vielfach wiederholt wurde, zeigt bei näherer Betrachtung etwas Überraschendes. Die Sprosse krümmen sich schnell nach oben über die Vertikale hinaus — sie legen dabei rund 180° zurück —, aus dieser Lage gehen sie langsam zurück, bis sie mit der Lotrechten etwa denselben Winkel bilden wie bei Normalstellung. Dies Hinüberschlagen über die Vertikale hinaus könnte man zunächst als reine Überkrümmung auffassen, indem ein so starker Krümmungsimpuls induziert würde, daß die normale Ruhelage überschritten wird, und erst der erneute gegensinnige Reiz den Sproß in die Endlage führt. Merkwürdig wäre dann aber, daß dies Zurückgehen so langsam erfolgt, daß dazu mehrere Tage nötig sind. Betrachtet man nun einmal genauer, welches

eigentlich die Ruhelage für den invers gestellten Sproß ist, so sieht man, daß es gar nicht die Endlage, sondern tatsächlich die vorher angestrebte Lage ist. Denn der invers gestellte Sproß kehrt seine Unterseite nach oben; krümmt er sich um 180° , so liegt — wenigstens an dem oberen Sproßteil — die Oberseite wieder oben, und diese bildet mit der Vertikalen den gleichen Winkel wie vorher in Normallage. Wie kommt es nun, daß sich die Sprosse aus dieser Lage zurückkrümmen? Es wird von *Coleus*-Seitensprossen durch LUNDEGÄRDH angenommen, daß ihre Dorsiventralität nur durch die Schwerkraft induziert ist. Nun bleibt aber nach erfolgter Aufkrümmung aus Inverslage der größte Teil des Sprosses so orientiert, daß seine ursprüngliche Oberseite unten liegt; nur in der Spitze liegt die Oberseite oben. Es ist demnach denkbar, daß in dem zur Schwerkraft falsch orientierten Teil des Sprosses eine Umstimmung der Dorsiventralität erfolgt, wodurch zunächst der Krümmungsbogen abflacht und dann sukzessive auch die Sproßspitze die gleiche

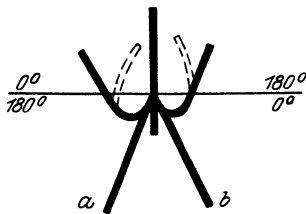


Abb. 6. Lagenschema zu Versuch Nr. 47. Anfangsstellung (unten) und Endstellung (oben) ausgezogene Linien, stärkste Überkrümmung gestrichelte Linien.

Umstimmung erfährt, die schließlich dazu führt, daß sich der Sproß in die gezeigte Endlage einstellt.

LUNDEGÄRDH beschreibt das Verhalten von invers gestellten Pflanzen, welche vorher so lange klinostatiert waren, daß die vorher vorhandene Dorsiventralität ihrer Seitensprosse aufgehoben und die Epinastie rückgängig gemacht war. Solche Sprosse krümmen sich bezeichnenderweise nicht über, sondern bleiben bereits in der Lage

vor der Vertikalen stehen, die bei meinen Versuchen als Schlußlage auftritt. In meinen Versuchen führt die frühere Dorsiventralität den Seitensproß erst über die Vertikale hinaus, die neu induzierte führt ihn wieder zurück. Bei LUNDEGÄRDH fehlt die frühere Dorsiventralität, daher unterbleibt die Überkrümmung.

Aus der Lage -110° erfolgen — wie erwähnt — stets dorsalkonvexe Krümmungen. Dasselbe ist der Fall, wenn man einen Seitensproß weiter auf -90° senkt. Dagegen wurde aus mehreren Versuchen in der Lage -85° festgestellt, daß die Krümmungen dorsal- oder ventralkonvex oder auch seitlich (aus der Ebene) auftreten können. Die Lage -85° ist also eine labile Ruhelage zwischen den geotropen und epinastischen Tendenzen. LUNDEGÄRDH fand fast den gleichen Winkel.

Das Verhalten der Seitensprosse bei der Aufkrümmung aus einer Flankenlage zeigen folgende Versuche:

Nr. 6. *Coleus*-Pflanze in Flankenstellung horizontal gelegt; die Seitensprosse schließen einen Winkel von 60° ein. Die Pflanze befindet sich in diffusum Tageslicht im Kalthause.

13. VI. 1928, 12.30 Uhr: Beginn des Versuches.
 19.00 „ Es setzt schwache Aufkrümmung ein, aber auch der Winkel der Seitensprosse vergrößert sich und beträgt jetzt 70° (Epinastie!).
14. VI. 1928, 12.00 Uhr: Die Seitensprosse haben sich senkrecht aufgekrümmt: Seitensproßwinkel 70° .
15. VI. 1928, 11.00 Uhr: Die Seitensprosse haben sich über die Vertikale 15° hinausgekrümmt, der Seitensproßwinkel ist auf 60° zurückgegangen.
17. VI. 1928, 11.00 Uhr: Unverändert.

Nr. 72. *Coleus*-Pflanze horizontal in Flankenstellung in diffusum Tageslicht im Warmhause (Temperatur 25° C).

24. X. 1929: Beginn des Versuches.
25. X. 1929: Die Sprosse haben sich hochgekrümmt und dabei die Vertikale um 22° überschritten; Epinastie ist in der entsprechenden Ebene deutlich erkennbar.
28. X. 1929: Der Winkel der Sprosse mit der Vertikalen ist auf 16° zurückgegangen.

Diese Flankenstellungsversuche, die schon DE VRIES 1872 anstellte, wobei er als erster die Erscheinung der Epinastie beobachtete, zeigen deutliche Übereinstimmung mit seinen Befunden. Eigentümlich bleibt bei ihnen die Erscheinung, daß sich die Sprosse aus der Flankenlage über die Vertikale hinaus krümmen, da man zunächst erwarten sollte, daß sie in senkrechter Ebene ihre Endstellung erreichen müßten, weil an dieser Aufkrümmung die Dorsal- und Ventralseite unbeteiligt ist, und die beiden übrigen Seiten weder morphologisch noch physiologisch different sind. Man muß also wohl auch in diesem Falle annehmen, daß eine Neuinduktion der Dorsiventralität erfolgt, woraus dieses Verhalten der Sprosse resultiert. LUNDEGÅRDH hat diese Überkrümmung nicht beobachtet (S. 29). Vielleicht hat er die Pflanzen nicht lange genug in ihrer Stellung belassen. Es geht aber auch aus vielen seiner Angaben hervor, daß sein Material viel träger reagierte als meines.

Das Verhalten der Seitensprosse in geotropen Reizlagen gegenüber einseitiger Beleuchtung.

Da MÖLLER für die Laubblätter von *Coleus* gefunden hatte, daß sich die epinastische Tendenz, ja auch mit dieser gepaarte geotrope Aufkrümmungstendenz kompensieren lassen, wobei im 2. Fall in gewissen Grenzen das Reizmengengesetz gilt, so lag es nahe, diese Befunde auch für die Untersuchung über die Seitensprosse auszuwerten, um dadurch die Möglichkeit zu erhalten, durch Kompensation mit Phototropismus näheres über die Größe der epinastischen Krümmungstendenz zu erfahren.

Nachstehend sind einige derartige Versuche angeführt.

Nr. 11. *Coleus*-Pflanze wird unter Dunkelsturz im Kalthause von unten im Abstände von 45 cm mit 150 HK-Lampe beleuchtet, eine zwi-

schengeschaltete, schräggestellte Glasplatte leitet die erwärmte Luft seitlich ab. Die Sproßspitzen a und b befinden sich in folgenden Lagen:

| | 24. VI. | 26. VI. | 27. VI. | 28. VI. | 29. VI. | 4. VII. | 8. VII. |
|---|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| a | - 63 | + 105 | + 45 | + 45 | + 35 | + 100 | + 100 |
| b | - 62 | + 120 | + 105 | + 50 | + 35 | + 90 | + 95 |

Nr. 71. Versuchsanordnung wie bei Nr. 11, nur wurde eine 400 HK-Lampe im Abstände von 30 cm benutzt, und die Pflanze im Dunkelzimmer aufgestellt.

23. X.: Beginn des Versuches.

24. X.: Auch hier krümmen sich die Sprosse stark hoch, es erfolgt keine Kompensation des Geotropismus und der Epinastie.

25. X. Die Sprosse sind weiter aufgekrümmt.

27. X.: Die Sproßspitzen stehen etwas senkrecht.

Während es MÖLLER gelang, *Coleus*-Blätter unter ähnlichen Bedingungen in ihrer Lage zu halten — also deren geotropische und epinastische Aufkrümmungstendenz durch entgegenwirkenden Phototropismus zu kompensieren —, zeigen die angegebenen Versuche, daß dies bei den Seitensprossen nicht möglich ist, obwohl bedeutend größere Lichtmengen verwendet wurden. Allerdings zeigt sich eine gewisse Hemmung der Reaktion, indem das Krümmungsmaximum hier erst nach etwa 4—5 Tagen erreicht wird, was bei unbeleuchteten invers gestellten Pflanzen schon nach 2 Tagen erfolgt.

Während hier also ein definitiver Einfluß des Lichtes nicht zu erkennen ist — von einer Torsion einzelner Blätter abgesehen —, so zeigen doch nachfolgende Versuche in Normallage eine geringe Beeinflussung.

Nr. 66. *Coleus*-Pflanze in Normallage im Dunkelzimmer so aufgestellt, daß das Licht einer 60 cm entfernten 100 HK-Lampe zur Achse und zur Ebene eines Seitensproßpaares senkrecht einfällt.

Nach 24stündiger Beleuchtung hat sich das Sproßpaar aus der Senkrechten 15° zum Licht geneigt, wobei die Krümmung zum Teil in den unteren Sproßteilen, zum Teil auch in der Hauptachse stattfand.

Nr. 67. Versuchsanstellung wie bei Nr. 66, nur fällt das Licht parallel zur Ebene der Seitensprosse ein.

| | Der Winkel des dem Licht zugekehrten Sprosses mit der Vertikalen beträgt | Der Winkel des dem Licht abgekehrten Sprosses mit der Vertikalen beträgt |
|--|--|--|
| | a | b |
| Zu Beginn | 15° | 30° |
| Nach 24stündiger Beleuchtung | 35° | 0° |
| Differenz | 20° | 30° |

Nr. 68. Versuchsanstellung wie bei Nr. 67, nur wurde der dem Licht zunächst liegende Seitensproß entfernt, um Beschattung des anderen zu vermeiden.

Der Sproß bildet mit der Vertikalen den Winkel: 15° .

Nach 24stündiger Beleuchtung hat sich der Sproß über die Vertikale hinaus zum Licht gekrümmt und bildet mit dieser den Winkel: 5° ; Differenz: 20° .

Die Sprosse krümmen sich — gleichgültig, aus welcher Lage — durchschnittlich 20° zum Licht. Auffällig ist dabei, daß in Nr. 67 keine Bevorzugung des Sprosses stattfindet, der sich im epinastischen Sinne krümmt. Doch gibt es eine Erklärung dafür: der lichtzugekehrte Sproß nähert sich im Verlaufe seiner Krümmung der Stellung parallel zum Lichteinfall, der abgekehrte Sproß kommt allmählich in die Lage senkrecht zum Licht. Im ersten Falle nimmt also die phototrope Reizung dauernd ab und somit trotz gleichsinnigen Wirkens der Epinastie auch der Effekt. Der abgekehrte Sproß überwindet durch die stärkere phototropische Reizung die gegensinnigen Tendenzen, allerdings nur solange, bis er etwa die Vertikallage erreicht.

War es bei den ersten Versuchen mit *invers* gestellten Pflanzen nicht möglich, eine Kompensation des Geotropismus und der Epinastie durch Licht zu erzielen, so ließen doch die weiteren Versuche den Schluß zu, daß eine Beeinflussung der *reinen* Epinastie in bedeutend größerem Maße — fast bis zur Kompensation — möglich ist. Es seien hier die entsprechenden Versuche angeführt.

Nr. 16. *Coleus*-Pflanze horizontal in Richtung der Klinostatenachse halbstündlich *intermittierend* klinostatiert. Lagenwechsel 180° .

- a) Oberes Sproßpaar in Flankenstellung,
- b) zweites Sproßpaar in Vertikalstellung.

Von Beginn des Versuches an ist die Pflanze von vorn — d. h. das Licht fällt in Richtung der Klinostatenachse ein — durch eine 150 HK-Lampe im Abstand 25 cm beleuchtet, doch ist die Beleuchtung von 20 bis 8 Uhr stets abgeschaltet.

13. VII. 1928, 12 Uhr: Beginn; bei beiden Sproßpaaren beträgt der Sproßwinkel 60° .

20 Uhr: Es ist schwache Epinastie eingetreten.

14. VII. 1928, 12 Uhr: Epinastie stärker, Sproßspitzen gekrümmt.

15. VII. 1928, 12 Uhr: Die Sprosse haben sich wieder gerade gestreckt, die Blätter sind, soweit beleuchtet, nach vorn geschlagen. Der Sproßwinkel beträgt jedoch 70° für beide Paare.

16. VII. 1928: Keine Änderung.

Nr. 52. Versuchsanstellung wie bei Nr. 16, nur wurde mit 200 HK-Lampe aus 40 cm Entfernung beleuchtet.

| Beginn | 24. VIII. 1929 | | 25. VIII. 1929 | | 16. VIII. 1929 |
|---|----------------|--------|----------------|--------|----------------|
| | 10 Uhr | 17 Uhr | 12 Uhr | 21 Uhr | 10 Uhr |
| Winkel der horizontalen Seitensprosse miteinander | 16° | 79° | 86° | 73° | 70° |

Im Versuch 16 war also die Epinastie bei stärkerem Licht fast ganz durch den Phototropismus überwunden, in Versuch 52 bei schwächerem Licht zum Teil. Die horizontalen Sprosse waren auch am Schluß dieses Versuches gerade gestreckt. Das II. Sproßpaar, das sich in Vertikallage befand, krümmt sich dagegen im Versuch 52 stark zurück, ohne vom Licht nennenswert gehemmt zu werden. Die Abweichung dieser Sprosse von ihrer Ausgangsstellung beträgt jetzt mehr als 100°. Das ist leicht verständlich, da dieses Sproßpaar sich in einer geotropen Reizstellung befindet. Zu Anfang liegt der Seitensproß oben (in Versuch 52) in der Lage + 172°, unten in der Lage —8°. Die auftretende Epinastie vergrößert den Gabelwinkel, es wechseln aber immer gleichgroße Winkel über und unter der Horizontalen miteinander ab, wobei die Oberseite einmal unten, dann oben liegt. Bei Fixierung der Pflanze in einer solchen Stellung krümmt sich der obere Sproß dorsalkonvex, der untere ventral-konvex. Bei abwechselnder Reizung dominiert, wie der Versuch lehrt, die dorsale Krümmung. Dieser Effekt ist nicht mehr epinastisch, vielmehr geotrop; denn die Epinastie wird ja, wie das erste Sproßpaar lehrt, durch die Beleuchtung gehemmt. Das zweite Sproßpaar aber stellt sich etwa in die Normallage ein (oder etwas darüber hinaus)¹. Es folgt daraus weiter, daß die Schlußstellung die einzige Lage ist, in der sich die geotropen Reize über und unter der Horizontalen kompensieren. Eine Prüfung daraufhin, ob zur Kompensation der Epinastie eine bestimmte Lichtmenge erforderlich ist, oder nur eine bestimmte Beleuchtungsdauer, ließ sich nicht durchführen, da stets Dauerbeleuchtung angewendet werden mußte, um die Epinastie zu überwinden.

Nr. 53. *Coleus*-Pflanze in Richtung der Klinostatenachse *dauernd* rotiert und von vorn im Abstände 40 cm durch 200 HK-Lampe beleuchtet.

| | I. Sproßpaar | II. Sproßpaar | |
|----------------------------|--------------|---------------|--|
| 24. VIII. 1929, 10 Uhr . . | 27° | 32° | } Winkel der Seitensprosse miteinander |
| 17 „ . . . | 64° | 70° | |
| 25. VIII. 1929, 12 „ . . | 70° | 85° | |
| 21 „ . . . | 52° | 70° | |
| 26. VIII. 1929, 10 „ . . | 35° | 45° | |

¹ In Versuch 16 kompensiert die größere Lichtmenge den Geotropismus des vertikalen Sproßpaares.

Zu Ende des Versuches sind die Sprosse fast gerade gestreckt und befinden sich beinahe wieder in der Ausgangslage.

Der Versuch zeigt, daß die Summation kurzer geotroper Reize gegen die lange währender stark zurückbleibt, denn bei Dauerrotation werden Epinastie und Geotropismus überwunden.

In der Tat zeigen diese Versuche eindeutig, daß die Epinastie durch das Licht mehr oder minder überwunden werden kann. Wir wissen durch LUNDEGÅRDHS und BARANETZKYS Untersuchungen, daß die Epinastie zwar allmählich abklingt, dazu aber bei *Coleus* etwa 12 Tage erforderlich sind. Da aber in meinen Versuchen die Überwindung der Epinastie schon nach 24 Stunden bemerkbar war, kann diese noch nicht abgeklungen gewesen sein, es muß sich also wirklich um „Kompensation“ gehandelt haben. Allerdings eilt die Epinastie voran und wird erst später vom Phototropismus überholt. Der schließliche Endeffekt — nämlich das Zurückholen der Sprosse durch Beleuchtung nahezu in die Ausgangslagen — bedeutet vielleicht nicht die Kompensation der vollen Epinastie, da diese in den abgelaufenen 24 Stunden schon etwas abgenommen haben könnte.

Es ist nach den vorher genannten Versuchen bis zu einem gewissen Grade möglich, die Größe der Epinastie mittels Kompensation mit Phototropismus zu ermitteln. Von den tropistischen Erscheinungen her wissen wir nun, daß ihre größenmäßige Erfassung am besten in dem Bereich der Präsentationszeit möglich ist, indem man es darauf absieht, eine eben noch merkliche Reaktion zu erzielen. Kann man dieses Verfahren auch zur Bestimmung der Epinastie verwenden, und gibt es überhaupt im Sinne der Tropismen für die Epinastie eine Präsentationszeit? Zur Klärung dieser Fragen wurde eine Versuchsreihe (Nr. 60) angestellt, bei der *Coleus*-Pflanzen in Flankenstellung intermittierend in halbstündlichen Intervallen klinostatiert, dann nach verschiedenen langen Zeiten in Normallage gebracht und daraufhin kontrolliert wurden, ob als Nachwirkung Epinastie auftrat. Es zeigte sich nun, daß Epinastie nach einer Reizung auf dem Klinostaten von 150—180 Minuten Dauer eintrat; die Reaktion zeigte sich nach 4—4,5 Stunden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß man die so ermittelte Zeit nicht als reine „Präsentationszeit“ für die Epinastie ansehen kann, denn es gibt eben keine reizlose Lage für die Pflanze, bei der *gar keine* Geoperzeption erfolgte, in die man also nach dem Klinostatieren die Pflanze versetzen könnte. Sicherlich wirkt der in der nachfolgenden Normallage perzipierte Schwerereiz der auf den Klinostaten ausgelösten Epinastie entgegen, und wir finden als Präsentationszeit nur *die* Zeit, während der die Pflanze klinostatiert werden muß, um den in der nachfolgenden Reaktionszeit induzierten negativen Geotropismus gerade überwinden zu können. Im Sinne LUNDEGÅRDHS wäre somit die Zeit der ersten Exposition (150—180 Minuten) die Zeit, in welcher der

negative Geotropismus so weit abgeklungen ist, daß der positive als Reaktion in Erscheinung treten kann. Deutet man aber die Epinastie als durch Desorientierung induzierte Erscheinung, so würde die angegebene Zeit das Minimum der für Epinastie erforderlichen Desorientierung bedeuten. Nun ist aber durch KNIEP 1910 bekannt geworden, daß sich die Epinastie durch Geotropismus selbst kompensieren läßt, indem man mit den beiden Flankenlagen eine dritte Lage kombiniert, aus welcher Konkavkrümmungen resultieren. Durch geeignete Zeit- oder Winkelkombination müßte sich eine bestimmte Größe als Maß ergeben. Dieser Versuch, kurz „Dreistellungsversuch“ genannt, wurde in abgeänderter Form ausgeführt. Mit den beiden Flankenlagen wurde stets die Normallage kombiniert, wobei zu erwarten war, daß die Epinastie bei einer gewissen Zeitkombination ausbleiben müsse. Aus einer großen Versuchsreihe mit verschiedenen Reizzeiten seien die kritischen Versuche angeführt.

Nr. 29. *Coleus*-Pflanze im Dunkelzimmer senkrecht zur Klinostatachsenachse intermittierend klinostatiert, und zwar befindet sich die Pflanze in:

1. Flankenlage 8 Minuten, Normallage 44 Minuten; 2. Flankenlage 8 Minuten.

| | 14. VII. 1929 | 15. VII. 1929 | 16. VII. 1929 |
|-------------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Winkel der Sproßspitzen miteinander | 35° | 35° | 35° |

Es tritt keine Epinastie auf, nur an den Blättern ist schwaches epinastisches Zurückgehen bemerkbar.

Nr. 30. Versuchsanstellung wie vorher Nr. 29, nur sind die Reizzeiten in:

1. Flankenlage 10 Minuten, Normallage 40 Minuten; 2. Flankenlage 10 Minuten.

| | 18. VII. 1929 | 19. VII. 1929 |
|---|---------------|---------------|
| Winkel der Sproßspitzen miteinander | 28° | 28° |

Keine Epinastie, Spitze fast unmerkbar gekrümmt, Blätter deutlich epinastisch.

Nr. 31. Versuchsanstellung wie vorher Nr. 30, mit gleichen Reizzeiten:

| | 23. VII. 1929 | 24. VII. 1929 | 25. VII. 1929 | 26. VII. 1929 |
|--|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Winkel d. Sproßspitzen miteinander | 18° | 17° | 17° | 19° |

Epinastische Krümmung nur sehr schwach in der Spitze.

Nr. 32. Versuchsanstellung wie vorher Nr. 29, nur sind die Reizzeiten in:

1. Flankenlage 12 Minuten, Normallage 36 Minuten; 2. Flankenlage 12 Minuten.

| | 17. VII. 1929 12 Uhr | 18. VII. 1929 11 Uhr |
|---|-------------------------|-------------------------|
| Winkel der Sproßspitzen miteinander | 17° | 26° |

Deutliche epinastische Reaktion, Blätter sind stark zurückgeschlagen.

Man sieht aus den mitgeteilten Versuchen, daß die Zeitkombination: Flankenlagen je 10 Minuten, Normallage 40 Minuten etwa an der Kompensationsgrenze liegt. Es ist hierzu demnach nötig, daß die Pflanze in Normallage doppelt solange verweilt, als in den Flankenlagen zusammen.

Eine weitere Möglichkeit, die Größe der Epinastie durch Kompensation zu bestimmen, ergibt sich bei intermittierender Reizung in antagonistischen Lagen dadurch, daß man die Reizzeiten in den beiden Lagen verschieden wählt. Ordnet man z. B. eine *Coleus*-Pflanze senkrecht zur Klinostatenachse so an, daß ein Seitensproß wagerecht liegt, und reizt intermittierend in Lagen, die um 180° differieren, so bekommt dieser Sproß, da er in der anderen Lage ebenfalls wagerecht liegt, auf beiden Seiten einen gleichgroßen geotropen Impuls. Gleichzeitig tritt natürlich hierbei auch die Epinastie auf. Verlängert man nun die Reizzeit der Lage, aus welcher ein der Epinastie entgegenwirkender geotroper Impuls resultiert, so muß sich eine Zeitkombination finden lassen, bei welcher die Epinastie durch den Geotropismus kompensiert wird.

Zunächst sei ein Versuch angeführt, der von der Größe der epinastischen Reaktion bei *gleichen* Reizzeiten in den beiden Lagen Auskunft gibt.

Nr. 57. *Coleus*-Pflanze senkrecht zur Klinostatenachse intermittierend in 1/2stündlichem Wechsel klinostatiert. Die Seitensprosse befinden sich in senkrechter Ebene, der zur Beobachtung gelangende Seitensproß liegt wagerecht, einmal in 0°, einmal in 180°-Lage. (Abb. 7.)

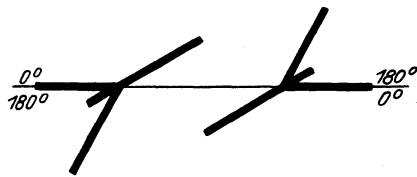


Abb. 7. Lagenschema zu Versuch Nr. 57. Die beiden Anfangslagen am intermittierenden Klinostaten.

Dieser Sproß krümmte sich im epinastischen Sinne, und zwar betrug die Abweichung:

- Beginn: 4. September 19 Uhr,
- 5. September 10 Uhr 76°,
- 6. September 12 Uhr 83°.

Es wurde nun durch Ausprobieren die Zeitkombination festgestellt bei der die Epinastie gerade kompensiert war.

Nr. 59. Versuchsanstellung wie in Nr. 57, nur befand sich der Seitensproß in 0°-Lage 35 Minuten, in 180°-Lage 25 Minuten.

Beginn 11. September 19 Uhr.

12. September 10 Uhr: Es ist schwache Abweichung (2°) im hypnastischen Sinne eingetreten. Die Pflanze wird von nun an in beiden Lagen je 30 Minuten gereizt.

12. September 19 Uhr: Abweichung im epinastischen Sinne 40°

13. September 10 Uhr: Abweichung im epinastischen Sinne 90° .

Nun wird die Pflanze in der 0° -Lage 40 Minuten, in der 180° -Lage 20 Minuten gereizt.

13. September 19 Uhr: Die Abweichung im epinastischen Sinne ist bis auf 10° zurückgegangen.

Jetzt betragen die Reizzeiten wieder: in 0° -Lage 35 Minuten, in 180° -Lage 25 Minuten.

14. September 10 Uhr: Die Horizontale ist wieder erreicht.

14. September 22 Uhr: Keine Änderung.

Die aus diesem Versuch sich ergebende Vermutung, daß die Zeitkombination 25 Minuten zu 35 Minuten an der Kompensationsgrenze liegt, bestätigt der nachfolgende:

Nr. 58b. Versuchsanstellung wie in Nr. 57, nur befindet sich der Seiten sproß in 0° -Lage 35 Minuten, in 180° -Lage 25 Minuten.

8. September 11 Uhr: Beginn des Versuches.

8. September 19 Uhr: Keine Abweichung von der Horizontalen.

9. September 10 Uhr: Sproß fast unmerklich hypnastisch gekrümmt.

9. September 17 Uhr: Die Horizontale ist wieder erreicht.

10. September 19 Uhr: Keine Änderung.

11. September 10 Uhr: Keine Änderung.

Wählt man also die Reizzeiten im Verhältnis 25 : 35, so unterbleibt die epinastische Krümmung, wenn die Pflanze in *der* Lage länger verweilt, in welcher der geotrope Reiz der Epinastie entgegenwirkt. Wenn also die geotrope Reizung in dieser Lage $\frac{2}{5}$ größer ist als in der entgegengesetzten, so ist damit die Epinastie kompensiert. Dieser Versuch ist mit dem Dreiteilungsversuch nicht direkt vergleichbar und nicht so exakt wie dieser, denn es ist unbekannt, ob die dorsale und ventrale Flanke der Seitensprosse in gleicher Weise auf den Schwerereiz reagieren. Eine Entscheidung darüber ist nicht möglich, da die Epinastie in dieser Stellung nicht ausgeschaltet werden kann. Sie wird hier wie bei jeder Desorientierung auftreten. Dabei bleibt aber unbekannt, ob sie vielleicht infolge verschiedenen geotropischen Reagierens der beiden genannten Seiten gefördert oder gehemmt wird.

Ergibt sich nun auch aus den angeführten Versuchen keine Möglichkeit, die Größe der Epinastie ganz exakt zu erfassen, so beweisen sie doch, daß

die Epinastie keine der Pflanze innewohnende, dauernd wirkende Eigenschaft ist; denn dann müßte sie ja immer auftreten, wenn zur Normalstellung — wenn auch nur kurzdauernde — Flankenstellungen kommen. Denn in der Normallage wäre dann Epinastie = negativer Geotropismus, weil ja Ruhe herrscht. Dazu käme die Epinastie aus den Flankenlagen, gegen welche kein negativer Geotropismus wirkt. Das müßte die Spitze zu Dorsalkrümmung veranlassen. Die epinastischen Impulse aus den Flankenlagen summieren sich somit nicht, wenn sie kurz sind.

Es gibt nun wieder zwei Möglichkeiten. Die eine ist die, daß die Epinastie in den Flankenlagen durch die Desorientierung induziert oder ausgelöst wird, wozu aber eine gewisse Zeit nötig ist, in der geotrop orientierende Impulse fehlen. Oder es handelt sich um einen Abklingungsvorgang, der wieder eine gewisse Zeit erfordert, die nicht unterschritten werden darf. Sind die Reize in Normallage positiver und negativer Geotropismus und soll der positive als Nachwirkung auftreten, so ist dazu nötig, daß der negative Reiz so weit abgeklungen ist, daß der positive überwiegt, und sich in einer Krümmung auswirken kann. Nach LUNDEGÄRDH müßte man also sagen: In 20 Minuten-Flankenstellungen klingt der negative Geotropismus, der in 40 Minuten-Normallage induziert wurde, soweit ab, daß der positive sich durch Nachwirkung bemerkbar machen kann.

Lundegårdhs Auffassung der Epinastie im Vergleich mit eigenen Versuchen.

In den vorangehenden Kapiteln ist mehrfach von der Epinastie als einer „Nachwirkung des positiven Geotropismus“ gesprochen worden. Diese Auffassung, die zuerst von LUNDEGÄRDH 1917 ausgesprochen wurde, hat mehr und mehr Anerkennung gefunden. Wir wollen noch einmal uns vor Augen halten, auf Grund welcher Beobachtungen er zu dieser Ansicht kam.

Zunächst stellte er fest, daß die Epinastie am Klinostaten allmählich ausgeglichen wird (autotropischer Ausgleich), und er bemerkt hierzu: „Wäre nun die Konvexkrümmung wirklich *geonastisch*, so würde sie am Klinostaten niemals zurückgehen, denn die diffuse Schwerkraftreizung ist ja nicht zu umgehen.“ „Sie kann folglich nicht auf ‚verschiedener‘ Sensibilität auf verschiedenen Seiten der Sprosse beruhen und wird also nicht etwa erst auf dem Klinostaten erzeugt, ist folglich *nicht* geonastisch. Sie muß als *Nachwirkung* angesehen werden.“ Der erste Satz LUNDEGÄRDHS genügt zwar für den *einen* Schluß, den er daraus zieht, nämlich zum Nachweis, daß die Konvexkrümmung nicht auf „verschiedener Sensibilität auf verschiedenen Seiten“ beruht, aber freilich nur bei Verwendung des Flankenklinostaten, nicht aber auch bei kontinuierlicher Rotation. Er folgert aber daraus auch im zweiten Satz, daß die Krümmung nicht geonastisch sein könne, vielmehr eine (positiv geotrope)

Nachwirkung sein müsse. Das trifft nicht zu. Bei der Flankenklinostatierung kann es sich auch, wie auch sonst bei Desorientierung, um eine Reaktion handeln, die durch diese Desorientierung induziert oder ausgelöst wird. Stellt man sich nun auf den Standpunkt, daß hierbei die Desorientierung eine innere Veränderung schafft, welche die Krümmung bewirkt, so ist das *Geonastie*; nimmt man aber an, daß der Sproß eine Rückkrümmungstendenz *an sich* besitzt, die durch den Geotropismus ausgeschaltet war, dann ist es *Autonastie*. Jedenfalls ist eine *Nastie* bei Flankenklinostatierung möglich, denn hier liegt keine „diffuse Schwerkraftreizung“ vor, vielmehr Kompensation zweier antagonistischer geotroper Tendenzen, und das Organ ist physiologisch dorsiventral. Eigene Versuche ergaben, daß die Rückkrümmung, d. h. der Ausgleich der Dorsalkrümmung, auch nach 4 Wochen kontinuierlichen Rotierens keine vollkommene war, vielmehr blieb der Sproßwinkel gegenüber der Ausgangslage dauernd um etwa $10\text{--}15^\circ$ vergrößert. Dieser Versuch ist infolge der Mitwirkung der Schwerkraftreizung nicht ganz einwandfrei. Durch Verwendung der Klinostatierung in Flankenstellungen allein läßt sich erreichen, daß nunmehr nur antagonistisch sich kompensierende Schwerewirkung auftritt. Bei eigenen derartigen Versuchen ergab sich, daß die Rückkrümmung schon nach 4—5 Tagen beginnt, also viel früher als bei dauernder Rotation.

Diese Tatsache ist wichtig. Das Erlöschen der *Epinastie* beginnt sehr rasch, wenn der Geotropismus ausgeschaltet ist. Was die Pflanze geradestreckt, ist zweifellos *Autotropismus*. Wirkt bei der dauernden Rotation der Geotropismus aus den Vertikallagen mit, so arbeitet dem autotropen Ausgleich ein neu induzierter Geotropismus entgegen, der die Dorsalkrümmung verstärkt; daher dauert der Ausgleich viel länger. Es überrascht zunächst, daß er überhaupt auftritt, doch ist auch dies erklärlich. LUNDEGÄRDH zeigte selbst, daß die Dorsiventralität bei Dauerrotation verschwindet, daß sie nicht inhärent, sondern durch die Schräglage induziert ist. Bei der Dauerrotation verschwindet in dem Moment, wo die Seitensprosse ihre vorher induzierte Dorsiventralität verlieren, auch die Tendenz zur plagiotropen Lage. Sie richten sich in LUNDEGÄRDHS Versuchen senkrecht auf, verhalten sich also radiär. Sind sie aber am Klinostaten radiär geworden, so findet der *Autotropismus* kein Hindernis mehr, die Sprosse gerade zu strecken, da sich jetzt alle gleichen Winkellagen über und unter der Horizontalen kompensieren. Bei Flankenklinostatierung fehlt der geotrope Faktor. Daher verschwinden die Dorsiventralität und damit die *epinastische* Tendenz viel rascher. Das radiär gewordene Organ streckt sich autotrop gerade.

Durch Einbringen der Pflanzen in verschiedene Neigungslagen und nachträgliches Klinostatieren glaubt LUNDEGÄRDH dann den Nachweis zu führen, daß die Richtung der als Nachwirkung auftretenden Konvex-

krümmung stets von der Richtung des Schwerereizes in der vorangegangenen Reizlage abhängig ist, daß sie sich also auch auf den Flanken der Sprosse erzielen läßt, und daß sie stets einer Nachwirkung des positiven Geotropismus entspricht. Wenn man aber die einzelnen Versuche LUNDEGÄRDHS betrachtet (Kapitel III), so kann der Effekt überall ebensogut durch Autotropismus oder neue Epinastie gedeutet werden. Davon macht höchstens Versuch Nr. 62 (Seite 30) eine Ausnahme, wo ein aus der Flankenstellung senkrecht aufgerichteter Sproß bei nachträglicher Klinostatierung ungekrümmt blieb, aber nur unter der Voraussetzung, daß Flankenklinostatierung vorgenommen ist, und daß der Sproß in der 90°-Lage nicht gerade war, was beides nicht erwähnt wird. War er gerade, so war natürlich eine autotrope Ausgleichskrümmung nicht zu erwarten.

Während nun LUNDEGÄRDH für seine Versuche meist vorbehandelte — nämlich tagelang klinostatierte — Pflanzen verwendete, an denen alle ursprünglich vorhandenen Reize abgeklungen waren, wurden für die nachfolgenden Untersuchungen meist normal gewachsene (nicht vorbehandelte) Pflanzen verwendet, die in Reizlagen gebracht, dann natürlich in diesen so lange belassen werden mußten, daß die ursprünglich induzierten Reize abgeklungen waren, — also 10—12 Tage. Die Pflanzen wurden dann klinostatiert, und zwar, soweit angängig, in Flankenlagen intermittierend. Nachfolgend seien einige dieser Versuche angeführt.

Nr. 10. Nach Beendigung des Versuches Nr. 4 (*Coleus*-Pflanze invers gestellt, die Seitensprosse sind aufgekrümmt und befinden sich in den Lagen + 100° und + 105°) wurde die Pflanze parallel zur Klinostatenaachse kontinuierlich rotiert in diffusem Tageslicht im Kalthause. Der Übersichtlichkeit halber sind die Winkelbezeichnungen so gewählt, daß sie die Lagen bezeichnen, welche die Sprosse eingenommen haben würden, wenn die Pflanze weiterhin invers gestellt gewesen wäre.

| | 19. VI., 22 Uhr | 21. VI., 11 Uhr | 22. VI., 11 Uhr | 23. VI., 11 Uhr |
|---|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| a | + 100 | + 165 | - 170 | - 170 |
| b | + 105 | - 155 | - 140 | - 140 |

Wie man sieht, bewegen sich die Sprosse „im Sinne der Nachwirkung des zuletzt induzierten positiven Geotropismus“ — also entgegen der Epinastie, wie sie an einer aufrecht gewachsenen Pflanze auftritt. Dieser Versuch ist aber noch nicht beweisend, da bei kontinuierlicher Rotation eine neue Summation geotroper Impulse stattfindet, wobei die ventral-konvexe Tendenz überwiegt.

Nr. 55. Die *Coleus*-Pflanze befand sich 8 Tage lang in inverser Stellung, dann wurde in Flankenstellung in 1/2stündlichem Wechsel intermittierend klinostatiert.

Nach Beendigung der Inverslage befanden sich

| | Sproß a in | | Sproß b in | |
|--|------------|-------------------|------------|--|
| Während des Klinostatierens betrug die Abweichung von diesen Stellungen in ventralkonvexem Sinne | + 95°-Lage | 27. VIII., 19 Uhr | + 95°-Lage | |
| | 7° | 22 „ | 9° | |
| | 84° | 28. VIII., 10 „ | 55° | |
| | 134° | 22 „ | 71° | |
| | 156° | 29. VIII., 10 „ | 87° | |
| | 164° | 21 „ | 90° | |

Nr. 61. Eine *Coleus*-Pflanze hing mit fixierten Sprossen 2 Tage im Kalthause in diffusum Tageslicht invers, sodann wurde sie nach Lösung der Bandagen auf den intermittierenden Klinostaten in Flankenstellung gebracht (Dunkelzimmer).

Die Sprosse bilden — an den Spitzen gemessen — miteinander folgenden Winkel:

Beginn:

| 30. IX. | | 1. X. | 2. X. | 3. X. | 4. X. |
|---------|-----------|--------|--------|--------|-----------|
| 11 Uhr | 16.30 Uhr | 12 Uhr | 10 Uhr | 12 Uhr | 15.30 Uhr |
| 122° | 163° | 163° | 110° | 85° | 75° |

Nach einer anfänglichen Schnellkrümmung bewegen sich die Sprosse auch hier hyponastisch.

Nr. 64. *Coleus*-Pflanze hing invers mit fixierten Sprossen 14 Tage lang im Kalthause in diffusum Tageslicht. Die Spitzen wuchsen während dieser Zeit aus den Bandagen und krümmten sich geotropisch auf. Am 25. IX. 1929 befanden sie sich in den Lagen:

a + 72° b + 62° (Beginn 11 Uhr).

Bei Flankenklinostatierung ($\frac{1}{2}$ stündlich intermittierend) bewegen sich die Sproßspitzen „im Sinne der Nachwirkung des positiven Geotropismus“, und zwar beträgt diese Abweichung von der Ausgangslage:

| | 25. IX. | | 26. IX. | 27. IX. | 28. IX. | 29. IX. | 30. IX. |
|---|-----------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 17.30 Uhr | 21.30 Uhr | | | | | |
| a | 13° | 42° | 44° | 46° | 62° | 63° | 63° |
| b | 12° | 16° | — | 72° | 83° | 94° | 94° |

Diese Versuche zeigen durchaus eine Übereinstimmung mit LUNDEGÄRDHS Befunden. Einen zwingenden Beweis für seine Theorie erbringen sie aber durchaus nicht. Die Invers- und die Flankenstellungsversuche haben ergeben, daß die Dorsiventralität der Seitensprosse nicht unänderlich festgelegt, sondern durch die jeweilige Orientierung bedingt, also veränderlich ist. Im Inversversuch wird schließlich die morphologische Unterseite physiologisch (und physikalisch) zur Oberseite, die

Dorsiventralität ist umgekehrt. Das muß auch zur Umkehrung der Epinastie führen. Die — zur Hauptachse gedacht — hyponastische Bewegung am Klinostaten ist also — für das Organ — neu hervorgerufene Epinastie. Dazu kommt, daß mit der Klinostatierung allmählich, wie früher ausgeführt, die Dorsiventralität schwindet und nun der Autotropismus gleichfalls hyponastisch wirkt. Daß nach Möglichkeit das Ausklingenlassen der positiven Reaktion auf dem Flankenklinostaten vorgenommen wurde, geschah zur Vermeidung der Summation geotroper Impulse, auf die schon früher (S. 260) hingewiesen wurde. Über die Größe dieser geotropen Reize gibt (vgl. Versuch Nr. 52) nachstehender Versuch Aufschluß:

Nr. 39. Eine *Coleus*-Pflanze wird intermittierend in $\frac{1}{2}$ stündlichem Wechsel klinostatiert, das erste Sproßpaar (a) befindet sich in Flanken-, das zweite (b) in Vertikalstellung.

| | | 7. VIII. 1929 | 8. VIII. 1929 | 9. VIII. 1929 | 10. VIII. 1929 | 11. VIII. 1929 |
|---|---|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|
| Winkel der Seiten- sprosse miteinander | a | 22° | 121° | 152° | 108° | 78° |
| | b | 30° | 94° | 342° | 315° | 280° |

Das Flankenpaar (a) zeigt also die normal verlaufende Epinastie, während das Vertikalpaar (b) Epinastie und geotrope Reizung erkennen läßt, wobei ein erheblicher Unterschied auftritt. Das Vertikalpaar wird erst durch Geotropismus und Epinastie weit nach rückwärts geführt. Das Abklingen der Epinastie läßt es wieder um 62° zurückgehen. Jetzt herrscht im wesentlichen nur mehr der Geotropismus, der aus der oberen und unteren Vertikallage resultiert. Der Seitensproß steht am Versuchsende oben in der Lage + 40°, seine Oberseite ist nach oben gekehrt. Er hat also seine Ausgangslage (+75°) noch nicht ganz erreicht.

Betrachtet man sich nun einmal die Versuche LUNDEGÄRDHS, aus denen er seinen Beweis für die Nachwirkung des positiven Geotropismus führt, und die vorliegenden Versuche genauer, so wird man, wie mehrfach erwähnt, zugeben müssen, daß man auch ohne die Annahme einer Nachwirkung des positiven Geotropismus auskommen, vielmehr alle diese Erscheinungen auf neue Epinastie oder Autotropismus zurückführen kann. Es gibt jedoch noch eine Versuchsanstellung, deren Effekt tatsächlich für LUNDEGÄRDH zu sprechen scheint. Legt man nämlich eine Pflanze horizontal, und zwar so, daß das zu beobachtende Sproßpaar in der Vertikalebene liegt, wie es z. B. im Versuch Nr. 7 beschrieben, so krümmen sich die Seitensprosse auf und gelangen beide nach einigen Tagen etwa in die Lage + 80°. Dabei liegt der obere Sproß in + 80° über der Vertikalen, der untere in + 80° vor der Vertikalen.

Auf das weitere Verhalten des oberen Sprosses auf dem Klinostaten kommt es nun an. Zunächst sei hier ein derartiger Versuch mitgeteilt.

Nr. 73. *Coleus*-Pflanze befand sich horizontal gelegt, Seitensprosse in Vertikalstellung, 14 Tage lang im Warmhause in diffusem Tageslicht. Die Seitensprosse krümmten sich empor. Die Sprosse befanden sich zuletzt in den Lagen $+85^{\circ}$ und $+83^{\circ}$, und zwar der ursprünglich untere Sproß „b“ in $+85^{\circ}$, also 5° vor der Vertikalen, der ursprünglich obere Sproß „a“ in $+83^{\circ}$, also 7° hinter der Vertikalen. (Abb. 8.)

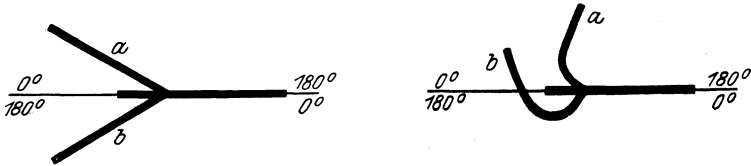


Abb. 8. Lagenschema zu Versuch Nr. 73. Links Anfangs-, rechts Endlage vor der Klinostatierung

Das Verhalten des Sprosses „a“ in der Lage $+83^{\circ}$ auf dem Flankenklinostaten wurde zunächst beobachtet.

Die Lagebezeichnungen geben die Stellungen des Sprosses an, in denen er bei weiterem Verweilen der Pflanze in Horizontallage sich befunden hätte.

| Beginn 1. XI., 11 Uhr | 1. XI., 19.30 Uhr | 2. XI., 11 Uhr | 3. XI., 15 Uhr |
|-----------------------|-------------------|----------------|----------------|
| $+83^{\circ}$ | $+60^{\circ}$ | $+15^{\circ}$ | $+21^{\circ}$ |

Würde dieser Sproß eine autotrope Krümmung ausführen, so müßte er sich hyponastisch krümmen, also sich in Winkellagen größer als $+83^{\circ}$ begeben, tatsächlich krümmt er sich aber epinastisch in Lagen kleiner als $+83^{\circ}$, somit entspricht seine Bewegung der „Nachwirkung des positiven Geotropismus“. Man kann aber auch hier annehmen, daß durch das Klinostatieren eine neue Epinastie erzeugt wird. Der Sproß „b“, der ursprünglich unten lag und die vertikale Lage — wie erwähnt — nicht erreichte, krümmte sich auch epinastisch, somit ging an ihm die Krümmung zurück.

Die LUNDEGÄRDHSche Auffassung der Epinastie als einer Nachwirkung des positiven Geotropismus gibt demnach zweifellos eine Erklärung, die mit keinem der bisher beobachteten Befunde im Widerspruch steht. Daß es die einzig mögliche Erklärung ist, muß trotzdem noch bezweifelt werden. Es besteht immer noch die Möglichkeit, daß auch bei den Sprossen durch Desorientierung Epinastie induziert oder ausgelöst wird. Für Laubblätter von *Coleus* besteht nach MÖLLERS Untersuchungen die letztgenannte Auffassung zu Recht. Hier läßt sich nämlich durch Narkose der Geotropismus ganz ausschalten, und diese Ausschaltung gibt zu starker Epinastie Anlaß, die dann nicht mehr geotrope Nachwirkung sein kann. Leider gelangen derartige Versuche an Sprossen nicht. Diese ver-

lieren auch bei starken Dosen von Äther, Chloroform, Leuchtgas usw. ihren Geotropismus nicht, noch stärkere Dosen schädigten die Pflanze.

Bei *Coleus*-Seitensprossen und ähnlichen, an sich radiären und nur durch die schräge Entstehung bzw. die Schräglage physiologisch dorsiventral gewordenen Organen dürften die Dinge so liegen. Solange die Organe dorsiventral sind, haben sie eine verschiebbare Epinastie, die zum Vorschein kommt, wenn die geotrope Orientierung gestört wird, also besonders am Flankenklinostaten; es wäre dieselbe Epinastie, die inhärent-dorsiventrale Organe (Laubblätter, *Tradescantia*-Sprosse) unverrückbar besitzen. Diese Epinastie kann, wie schon an früherer Stelle erwähnt, als Autonastie gedeutet werden, wenn man die Sache so auffaßt, daß die Desorientierung die Bewegung durch Fortfall der Normalorientierung *ermöglicht*, oder als Geonastie, wenn letzteres sie *bewirkt*. Dasselbe gilt aber auch für jede nastische Reaktion nach Verdunkelung. Tritt z. B. dabei eine Senkbewegung ein, so kann die Pflanze autonastisch einen Eigenwinkel aufsuchen, oder es *bewirkt* der Lichtfortfall die Bewegung photonastisch. Will man das erste annehmen, dann darf man auch nur die bei nachfolgendem Licht auftretende Hebebewegung als Photonastie bezeichnen, das Senken bei Dunkelheit wäre Autonastie. Bei induziert dorsiventralen Organen kann durch Dauerrotation die Dorsiventralität aufgehoben werden. Dann gibt es auch keine Epinastie mehr, ebensowenig wie sonst an radiären Organen. Die starken Dorsalkrümmungen am Klinostaten usw. möchte ich schon wegen ihrer Ähnlichkeit mit denen inhärent-dorsiventraler Organe als solche Epinastie auffassen. Dabei ist trotzdem möglich, daß die schiefe Normallage durch ein Zusammenwirken von positivem und negativem Geotropismus mit regulierender Längskraft bedingt ist. Nur wäre die Epinastie nicht Nachwirkung der positiven Komponente. Für diese Auffassung finden sich bei LUNDEGÄRDH selbst Beweise (Kapitel 5). Seitensprosse, die als Stecklinge gezogen werden, nehmen nach einiger Zeit die Vertikalstellung ein. Selbst dann, wenn sie schon so lange in dieser Lage verweilen, daß inzwischen die Bewurzelung erfolgt ist, zeigen sie nach LUNDEGÄRDH am Klinostaten die „positive Krümmung“. Ebenso alte Seitensprosse an der Pflanze, die sich mit ihren Enden vertikal aufgerichtet haben. Es kann nicht gut angenommen werden, daß von der längstvergangenen Zeit her, in welcher das Organ schräg lag, noch eine positive Komponente übriggeblieben ist; daher kann die Krümmung auch nicht Nachwirkung des positiven Geotropismus sein. Das einzige, was auch bei aufrechter Stellung lange erhalten bleibt, ist die vorher induzierte Dorsiventralität. Diese ist also Ursache der epinastischen Krümmung am Klinostaten. Rein radiäre Sprosse zeigen nach LUNDEGÄRDH niemals eine „Nachwirkung des positiven Geotropismus“ am Klinostaten. Er sieht sich daher gezwungen anzunehmen, daß hier der positive Geotropismus wegfällt. Das wider-

spricht aber anderweitigen Erfahrungen an orthotropen Organen, und man muß wohl, wenn überhaupt, so auch für diese beiderlei Geotropismus annehmen. Die oben gegebene Deutung hingegen läßt die Möglichkeit des positiven Geotropismus auch an radiären Sprossen durchaus offen.

Ein dorsiventrales oder dorsiventral gewordenes Organ wächst, wenn jeder orientierende Faktor fehlt, auf der Dorsalseite stärker, ein radiäres Organ allseits gleichmäßig.

Es ist indessen durchaus möglich, daß die Epinastie der Laubblätter und die der Seitensprosse und -wurzeln zwei verschiedene Erscheinungen sind. Die beiden letztgenannten Organe sind ja ihrer Natur nach in der Regel radiär, und ihre Dorsiventralität ist nur eine labile, durch die Seitenlage bewirkte. Laubblätter dagegen sind stabil (inhärent) dorsiventral und durch ihre Seitenverschiedenheit dauernd zu nastischen Bewegungen befähigt.

Literaturverzeichnis.

Baranetzky: Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. *Flora* **89** (1901). — **Fitting:** Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang I und II. *Jb. f. wiss. Bot.* **41** (1901). — **Gradmann:** *Jber. ges. Physiol.* (1926). — **Kniep:** Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. *Jb. f. wiss. Bot.* **48** (1910). — **Lundegårdh:** Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. *L. Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2,* **13**, Nr 6. — Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. II. *Ebenda* **15**, Nr 1 (1917). — Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. *Ebenda* **14**, Nr 27 (1918). — **Möller:** Zur Analyse der Blattbewegungen von *Coleus*. *Planta* **7**, H. 1 (1929). — **Pisek:** Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile. *Jb. f. wiss. Bot.* **65** (1926). — **Rawitscher:** Epinastie und Geotropismus. *Z. f. Bot.* **15** (1923). — Beiträge zur Theorie des Plagiotropismus. *Ebenda* **17** (1925). — **Riss:** Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung angreifender Schwerkraft auf Wurzeln. *Jb. f. wiss. Bot.* **53** (1913). — **v. Übisch:** Die Wirkung der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. *Ebenda* **63** (1925). — Die Wirkung der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. II. *Ebenda* **66** (1927). — **van der Wolk:** Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *avena*. *Publications sur la Physiologie végétale. Nimègue* (1912). — **Zimmermann:** Untersuchungen über den plagiotropen Wuchs von Ausläufern. *Jb. f. wiss. Bot.* **63** (1924). — Über die ängsangreifende Schwerkraft und das Sinusgesetz I, II. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **42** (1925). — Die Georeaktionen der Pflanze. *Erg. Biol.* **2** (1927).

Lebenslauf.

Am 10. Juli 1902 wurde ich, FRIEDRICH HENNINGS, als Sohn des Prokuristen FRIEDRICH HENNINGS in Hildesheim geboren, bin evangelischer Konfession und besitze preußische Staatsangehörigkeit. Ich besuchte vier Klassen der Städt. Knabenmittelschule in Hildesheim, darauf das Staatliche Gymnasium Andrea-num daselbst von Sexta bis Unterprima, das ich am 30. X. 1920 verließ, um mich dem Apothekerberufe zuzuwenden. Meine Praktikantenzeit verbrachte ich in der Engel- und Löwenapotheke in Halle (Saale). Während dieser Zeit bereitete ich mich in Abendkursen für die Reifeprüfung vor, die ich am 14. September 1922 in Merseburg bestand, worauf mir der Nachweis der vollen dreijährigen Lehrzeit erlassen wurde. Die pharmazeutische Vorprüfung legte ich am 9. VI. 1923 in Merseburg ab. Vom 1. X. 1923 bis 1. X. 1924 war ich in Hildesheim in der Löwenapotheke als Assistent tätig. Dann ging ich zum pharmazeutischen Studium drei Semester nach Würzburg und zwei Semester nach Rostock, worauf ich dort am 17. V. 1927 die pharmazeutische Prüfung bestand. Hierauf widmete ich mich weiter fünf Semester in Rostock dem Studium der Naturwissenschaften, und zwar den Fächern: Botanik, Physik und Bakteriologie. Meine Lehrer während meines gesamten Studiums waren: Botanik: Prof. Dr. BURGEFF, Prof. Dr. v. GUTTENBERG, Dr. BAUCH, Dr. NOACK. Physik: Prof. Dr. FÜCHTBAUER, Prof. Dr. WAGNER; Chemie: Prof. Dr. DIMROTH, Prof. Dr. EMMERT, Prof. Dr. STOERMER, Prof. Dr. WALDEN, Prof. Dr. WEINLAND. Pharmakognosie: Prof. Dr. FREY; Bakteriologie: Prof. Dr. Poppe, Prof. Dr. WASIELEWSKI, Dr. WINKLER.